©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Einige Aspekte der Faunengeschichte und der geographischen Beziehungen der Coleopterenfauna des Kaukasus

Von G. M. ABDURAKHMANOV

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 13. Dezember 1990 durch das w. M. HERBERT FRANZ)

Die Fauna des Kaukasus und seiner Teilgebiete ist ein Lehrbeispiel, an dem man die Besonderheiten der biogeographischen Evolution unter den Bedingungen einer langandauernden Isolation und des Zusammenwirkens ihrer Herkunft nach verschiedener faunistischer Komplexe verfolgen kann.

Die Verteilung der Landtiere in diesem Territorium ist keineswegs gleichartig, was eine Folge der klimatischen und geologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Teilgebieten ist. Diese Unterschiede beeinflussen die gesamte Tier- und Pflanzenwelt.

Zahlreiche Besonderheiten in der Artenzusammensetzung der Tiergemeinschaften sprechen dafür, daß die Fauna alter Herkunft ist und daß die Arten- und Rassenbildung relativ selbständig verlief.

Ich gebe eine kurze Analyse der Coleoptera des Kaukasus. Vier Familien, die Carabidae, Tenebrionidae, Lamellicornia und Elateridae, sind hier mit zusammen 972 Arten vertreten, die zu 295 Gattungen gehören. 226 Arten hiervon sind endemisch und ein wesentlicher Teil subendemisch (Tabelle 1). Als besonders bemerkenswerte Beispiele seien genannt *Carabus formaneki* Reitter, *Pterostichus nivicola* Mén., *P. avaricus*, *Abacetus inexpectatus* Abd et Kryzn., *Netocia speciosissima* u. a.

Von den 295 Gattungen dieser vier Familien sind in der Region nur acht mit mehr als 20 Arten vertreten, 13 mit elf bis 20 Arten, 14 mit fünf bis zehn Arten. Alle diese Gattungen (35) enthalten 571 Arten, wovon 135 endemisch für die untersuchte Region oder für den ganzen Kaukasus sind. In dieser Gruppe von Gattungen sind bei den Carabidae *Carabus*, *Pterostichus*, *Bembidion*, *Trechus*, *Pristonychus*, *Nebria*, bei den Tenebrionidae *Blaps*, bei den Elateridae *Athous* und *Ampedus* durch hohen Endemismus ausgezeichnet.

Aus den übrigen 260 Gattungen, denen 401 Arten angehören, sind 160 Arten endemisch. Obwohl die angeführten Zahlen für sich sprechen, mögen doch einige Gattungen wegen ihres besonders hohen Anteiles an Endemiten hervorgehoben werden. Es sind dies unter den Carabidae außer den genannten noch die Genera *Acupalpus*, *Deltomerus*, *Abacetus*, *Trichocellus*, *Carterus* und *Dixus*, unter den Lamellicornia *Platycerus*, *Ochodaeus*, *Adoretus*, *Anomala*, *Rhizotrogus*, *Hoplia*, *Osmoderma* und *Taniproctus*, unter den Tenbrionidae *Deilognatha*, *Calyptopsis*, *Tentyria*, *Aspidocephalus*, *Trigonoscelis*, *Trachyderma*, *Pachyscelis*, *Dendarus*, *Melanimon*, *Penthicus*, *Biscosomus*, *Laena*, *Hedyphanes* und *Cylindronotus* sowie unter den Elateridae *Agriotes* und *Chastanus*. Es sei

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1: Zoogeographische Verteilung der Coleoptera im östlichen Teil des Großkaukasus.

Familien	Zoogeographische Gruppen												
	transpalae-arktische	europäisch-sibirische	europäische	europäisch-mediterrane	steppenartige	mediterrane	ost-mediterrane	kaukasische Endemiten	mittel-asiatische	süd-turanische	nord-turanische	paläo-tropische	insgesamt
Carabidae	39 / 7,64	52 / 10,19	4 / 0,78	101 / 19,80	53 / 10,39	43 / 8,43	80 / 15,68	110 / 21,56		17 / 3,33		11 / 2,15	510
Scarabaeidae	15 / 6,56	16 / 6,95	25 / 10,86	13 / 5,65	8 / 3,47	32 / 13,91	54 / 23,47	44 / 13,13		22 / 9,56		1 / 0,43	230
Tenebrionidae	8 / 6,25	10 / 7,81	2 / 1,56	1 / 0,78	17 / 13,28	8 / 6,25	3 / 2,34	35 / 27,34	7 / 4,46	19 / 14,84	18 / 14,00		128
Elateridae	1 / 0,96	14 / 13,46	3 / 28,80	25 / 24,13	6 / 5,76	6 / 5,76	6 / 5,76	37 / 35,57		6 / 5,76			104
Insgesamt	63 / 6,53	92 / 9,51	34 / 3,49	140 / 14,44	84 / 8,70	89 / 9,18	143 / 14,71	226 / 23,25	7 / 0,72	64 / 5,58	18 / 1,66	12 / 1,23	972 / 100

Fußnote: Im Zähler die Artenzahl in den einzelnen zoogeographischen Gruppen; im Nenner der relative Teil der Artenzahl in den Familien in Prozent.

hervorgehoben, daß nur in der Gebirgsfauna auch höhere Taxone endemisch sind (Trobax, Cechenochitus, Myosodus).

Die zoogeographische Analyse der Artenzusammensetzung der Coleopterenfauna des Kaukasus läßt einen komplexen Charakter erkennen. Neben dem großen Anteil an Endemiten treffen hier mehrere unterschiedliche Komplexe zusammen, die aus Mittel- und Vorderasien, aus der mediterranen Zone, aus den südlichen Steppen des europäischen Teiles der UdSSR und aus Kazakhstan stammen. Auch reliktäre tertiäre Elemente der Fauna, die in der Region erhalten geblieben sind, spielen eine wesentliche Rolle. Die geologische Geschichte ermöglicht es, die Besonderheiten der rezenten biozönotischen Komplexe besser zu verstehen.

Die Frage nach der Herkunft der Fauna der Gebirgsgebiete, darunter auch des Kaukasus, bildete den Gegenstand der Forschungen mehrerer russischer Wissenschaftler, nämlich KRYZHANOVSKY (1953, 1965, 1969), KRYZHANOVSKY und TER-MINASJAN (1958), WEREZTSCHAGIN (1959) sowie YABLOKOFF und KHNZORIAN (1961) sowie auch der ausländischen Forscher BREUNING (1932), KASZAB (1961–1968) und GOTTWALD (1980–1983, 1985). Die Ursachen der Ähnlichkeit beziehungsweise der Unterschiede zwischen der Fauna des Kleinen und Großen Kaukasus und den Faunen von Klein- und Vorderasien sowie der Mittelmeerregion anderseits sind jedoch noch nicht völlig geklärt.

Für die Rekonstruktion des wahrscheinlichen Weges der Entstehung der Gebirgsfauna des Kaukasus gehen wir bis auf das späte Mesozoikum als Ausgangsperiode zurück, da wir seit dieser Zeit aufgrund von palöoentomologischen Daten Feststellungen über die Ähnlichkeit der Tier- und Pflanzenwelt mit der Gegenwart machen können.

Nach Meinung mehrerer Autoren war der wichtigste Prozeß für die Entwicklung der biogeographischen Verhältnisse in der Oberkreide die allmähliche Reduktion der Tethys und ihrer Golfe. Dabei traten große Landflächen und Inseln zutage (Abb. 1). Diese Periode war im Vergleich mit dem Spätjura durch intensivere tektonische Bewegungen gekennzeichnet. Die Jura-Landfläche Vorkaukasiens wird durch eine Meerestransgression völlig überdeckt, im Gebiet der Kalkgebiete Daghestans tritt eine tektonische Hebung ein. Es vollzieht sich einer der größten Umbauprozesse der Pflanzendecke der Erde, er ist mit der schnellen Verbreitung der Angiospermen (Magnolien, Lorbeerbäume, Platanen, Eucalypten und Eichen) verbunden. Nach GROSSHEIM (1936) zeugt der Charakter der damaligen Flora von einem warmen und feuchten Klima. Die Anwesenheit der Laubholzarten spricht dafür, daß die Flora des Kaukasus damals eine Verbindung mit der Flora höherer Breiten hatte.

Charakteristisch für die Tierwelt dieser Periode war das Verschwinden der Riesenreptilien, von denen allerdings aus der Kreideperiode im Kaukasus keine Fossilien gefunden worden sind.

Leider sind die Coleopteren der Kreideperiode schlecht erforscht, das vorhandene Material spricht für wesentliche Unterschiede gegenüber der rezenten Fauna. Manche Ähnlichkeiten der Laufkäfer bestehen zu

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

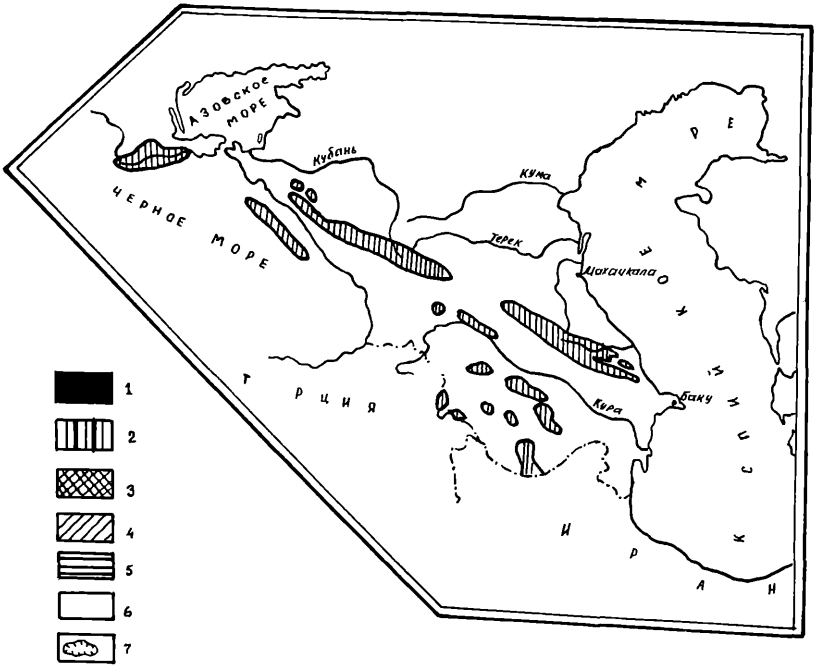

Abb. 1: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus in der Kreide (Kampanzeit). 1 hohe Gebirge, 2 niedere Gebirge, 3 Hochebenen, 4 Hügelland, 5 Tiefebenen, 6 Meer, 7 Gletscher.

rezenten Vertretern der Subfamilie Harpalinae. Die Fauna hatte einen tropischen und besonders subtropischen Charakter, sie spricht für ein feuchtes und warmes Klima und für üppige Waldvegetation.

Dieser Ausgangskomplex der Fauna geriet längere Zeit, wenigstens seit dem Oligozän, unter die Einwirkung steigender Aridisation und Kontinentalisation des Klimas und unter den Prozeß der Orogenese.

In der Regel haben die Gebirgsfaunen, besonders wenn sie terricole Formen einschließen, einen ähnlichen Habitus, es entstehen Lebensformen vom selben Typ. Man könnte sie als koadaptiv alpidisch bezeichnen. Möglicherweise entstehen ähnliche koadaptive Komplexe auf der Grundlage von Faunen, die mit nichtstabilen azonalen Ökosystemen verbunden sind (ZHERICHIN, 1978).

Die Paläaogenperiode, die vor 26 Millionen Jahren beendet war, ist besser erforscht als die vorhergehenden geologischen Epochen. Es gibt direkte geologische Daten, die auf den Charakter und die Richtung der erosiven Zergliederung der kaukasischen Insel im Oligozän und im frühen Miozän hinweisen. In diesem Zeitabschnitt wurde der nördliche Hang der Insel durch die schon früher gebildeten Täler, die noch gegenwärtig den Lauf der wichtigsten Flüsse des Großkaukasus

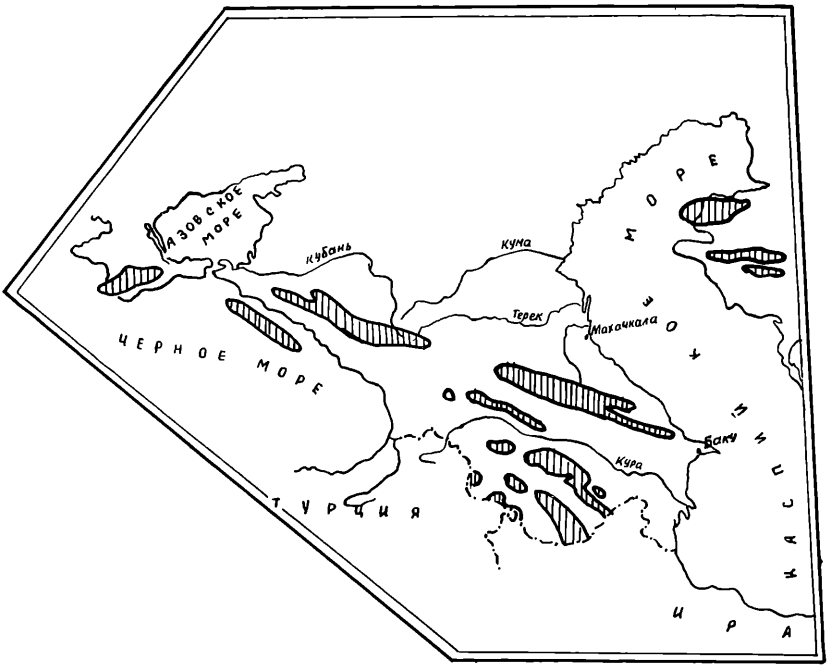

Abb. 2: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus in der Kreide (Mastricht).

bestimmen, in meridionaler Richtung zergliedert. Dabei wurden einzelne Populationen der Gebirgsfauna voneinander isoliert, einzelne sogar völlig vernichtet. Die Artbildung erfolgte in den isolierten Zonen auf der Basis der erhalten gebliebenen Populationen, die sich an die neuen Verhältnisse anpaßten. Die weitere Entwicklung des Reliefs der kaukasischen Insel war durch eine weitere Emporwölbung und Zergliederung gekennzeichnet.

Leider gibt es aus dieser Zeit aus dem Kaukasus kein paläoentomologisches Material. Es besitzt aber die gut bekannte Fauna des baltischen Bernsteins paläogenes Alter, und man kann mit einer gewissen Ähnlichkeit dieser Fauna zu der synchronen Fauna des Kaukasus rechnen. Diese Fauna besteht aus rezenten Familien und größtenteils auch Gattungen.

Die Neogenperiode, insbesondere ihre zweite Epoche, das Pliozän, zeichnet sich durch gewaltige orogenetische Prozesse und durch eine allmähliche Abkühlung des Klimas aus. Das Relief wurde immer kontrastreicher, die Organismenwelt gewann der rezenten immer ähnlicher werdende Züge.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

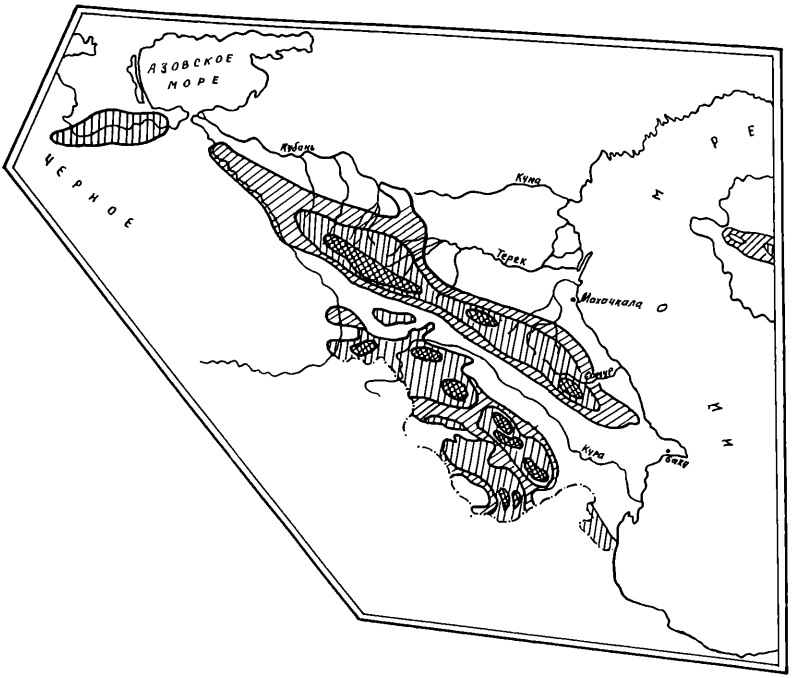

Abb. 3: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus im Neogän (spätes Miozän).

Die tektonischen Bewegungen des späten Miozäns führten zu grundlegenden Veränderungen in der Verteilung von Land und Meer. Die Insellage des Kaukasus hörte zu bestehen auf, der Kaukasus verwandelte sich in eine große Halbinsel Kleinasiens. Die Hauptrichtung des Flußnetzes im westlichen und östlichen Teil des Großen Kaukasus während des ganzen späten Miozän war meridional.

Die wesentliche Besonderheit dieser Periode war die Differenzierung von Höhenstufen der Vegetation in immergrüne Wälder (Magnolien und Lorbeer), laubabwerfende Wälder (Weide, Birne, Weißbuche, Walnuß, Ulme, Ahorn u. a.) und Koniferenwälder, am häufigsten Kiefer. Die oberste Vegetationsstufe bildete ein alpiner Gürtel.

Im mittleren Paläozen wurde das Relief des Kaukasus immer kontrastreicher. Parallel mit der Aufwölbung erfolgte eine intensive erosive Zergliederung des Reliefs. Diese Periode in der Geschichte des Flußnetzes war im östlichen Teil des Kaukasus eine der wichtigsten Etappen; im Zusammenhang mit einer jähen Absenkung des Niveaus des Kaspischen Meeres bildeten sich tiefe kanjonartige Täler aus. Neben der starken Aufwölbung trug vulkanische Aktivität wesentlich zur Differenzierung des Gebirgsreliefs bei. Zum Unterschied von anderen Gebirgssystemen, in denen die Auswölbung eine bestimmte räumliche Orientierung

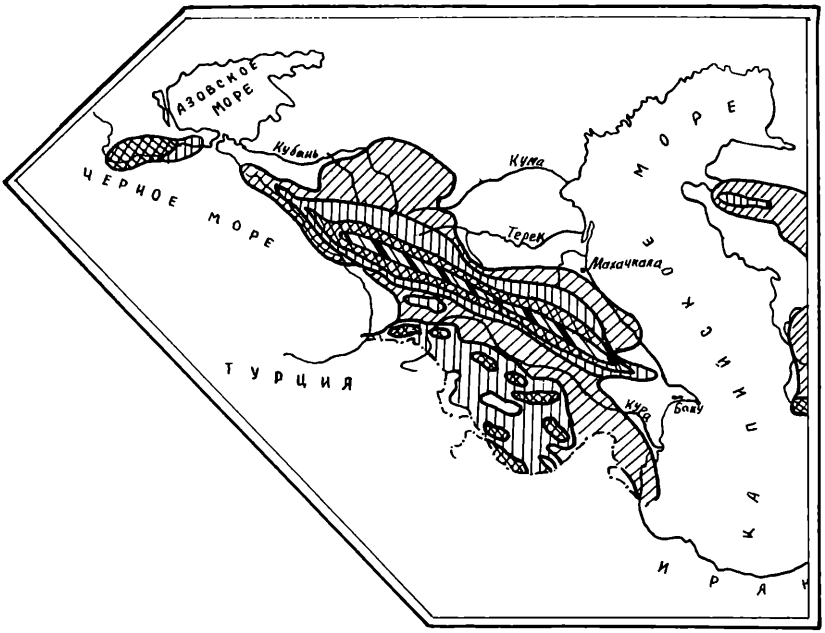

Abb. 4: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus im Neogen (Frühes Pliozän).

beibehielt, gibt es im Kaukasus meridionale und submeridionale Strukturen vom Ausmaß niederer Schwellen bis zu großen Bergrücken, wie dem Bogos-Bergrücken, der 70 Kilometer lang und 4151 Meter hoch ist. Die beschriebenen Gebirgsbildungsvorgänge und die durch sie bedingten ökologischen Veränderungen bewirkten eine Verarmung der primären Fauna. Diese war um so intensiver, je isolierter die Aufwölbung war und je geringer deshalb der Zustrom neuer Faunenelemente von außen sein konnte. Wo die Aufwölbung zur Bildung zusammenhängender Gebirgsketten führte, erfolgte keine Isolierung, da die Fauna auf derselben Höhenstufe in Verbindung blieb. Man muß auch annehmen, daß es zum Eindringen von Immigranten aus anderen Gebirgsteilen kam. All das trug zur Intensivierung des Artbildungsprozesses bei.

Wie schon erwähnt, ist anzunehmen, daß im Kaukasus früher eine üppige Vegetation und ein subtropisches Klima bestanden. Diese Annahme wird auch durch das fossile Wirbeltiermaterial aus dem Neogen erhärtet. Die Entstehung der endemischen und subendemischen Genera und Subgenera der Coleopteren, z. B. der Carabiden (*Pachycarabus, Cechenophilus, Lipaster, Microplectes, Tribax, Neoplectes, Myosodus, Deltomerus, Oreoplatisma, Eurymelanius, Aphaonus, Lindrothius, Termoscelis, Derostichus*) ist mit großer Wahrscheinlichkeit ins Neogen zu datieren. Wir meinen, daß deren radiative Wanderung im Pliozän

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

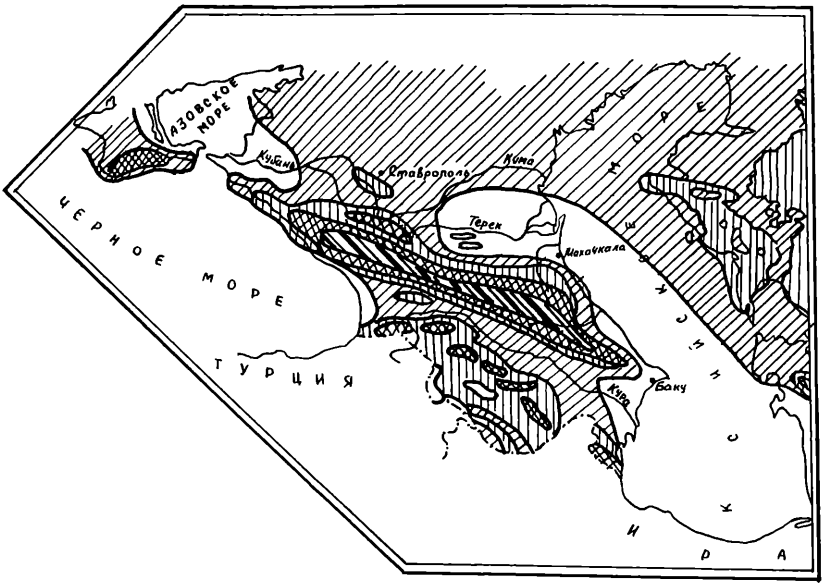

Abb. 5: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus im Neogen (Mittelpliozän).

stattfand, da sie durch die quartären Ereignisse allein nicht erklärt werden kann. Die Begleitformen dieser Komplexe stellten zumeist Reliktarten dar, die sich vorwiegend in Wald- und Savannenbiozönosen entwickelten. Zu den Waldbiozönosen können z. B. gezählt werden: die Carabiden *Abacetus inexpectatus* Abd. et Kryzn., *Morion olympicus* R., die Lamellicornier *Netocis speciosissima* und *Gnorimus bartelsi* Fald. sowie der Tenebrionide *Gryphaeus cornutus.* Zur zweiten Gruppe (Savannenbewohner) gehören die Carabiden *Siagona europaea* Dej., *Scarites eurytus* Fisch., *S. planus* Bon. und *Bembidion niloticum* Dej., die Gattungen *Gymnopleurus, Anomala* u. a.

Im Neogen begann wahrscheinlich die intensive Ausbreitung einiger xerophiler Gruppen wie *Zabrus, Cymindis, Rhizotrogus* und *Pentodon.*

Zu den wichtigsten Ereignissen am Ende des Neogen gehört auch die massenhafte Invasion von mediterranen und vorderasiatischen Arten nach dem Kaukasus. Dazu hat der Umstand beigetragen, daß viele Gebirgssysteme flacher wurden (Kopetdag, Gebirge von Kleinasien und Iran) und damit in der Höhenamplitude dem Kaukasus nahekamen (ABDUREKHMANOV, 1981–1988). Das Bestehen von Analogen zwischen Kaukasus, Mittel- und Vorderasien legt eindeutig einen Vergleich zwischen diesen Faunengebieten nahe. Ein sehr interessanter Fall ist das Vorhandensein der Existenz nahe verwandter Arten aus den Untergattungen *Myosodes (Pterostichus, Carabidae)* im Bezirk Kurush in Daghestan (*P. nivicola* Mén.) und dem Tschatkal-Gebirgsrücken in Mittelasien (*P. sodalicus* – KRZHANOVSKY, 1965).

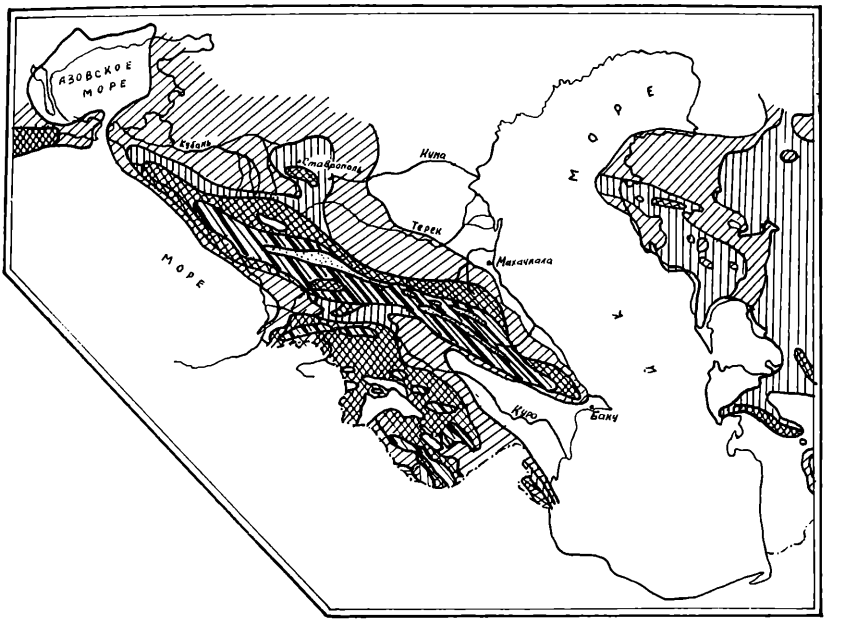

Abb. 6: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus im Neogen (Spätpliozän).

Leichter verständlich ist die östliche Grenze der Verbreitung der mediterran-vorderasiatisch-kaukasischen Arten, z. B. der Lamellocornia *Lucanus ibericus*, *Ochodaeus alleonis* Fairm. *Caccobius histeroides*, *Ontophagus lemur* F., *O. fissicornis* Stev., *O. seturellus* Brullé, *Miltotrogus fallax* Mars., *Maladera punctatissima* Fald., *Amphicoma bombyliformis* Pall. und *Potosia hieroglyphica* sowie *P. excavata* Gory und *P. funebris* Gory. Sie ist mit großer Wahrscheinlichkeit im Neogen entstanden. Wir sind der Meinung, daß die intensive adaptive Ausbreitung dieser Gruppen im Pliozän stattfand, da sie durch die im Quartär stattgehabten Ereignisse allein nicht erklärbar ist.

Für den Kopetdag und die vorderasiatischen Gebirge ist die Verbreitung typisch mediterraner Gattungen wie *Dendarus*, *Cylindronotus* und ähnlicher kennzeichnend. Sehr interessant scheint auch die Entdeckung der Gattung *Caenoblaps* im Nordkaukasus zu sein, die vorher nur aus dem Zentraliran, Mittelasien und Afghanistan bekannt war.

Der Einfluß der Mittelmeerregion auf die Fauna des Kaukasus ist außerordentlich groß, die mediterranen Elemente nehmen im zoogeographischen Spektrum der Fauna des Kaukasus einen der wichtigsten Plätze ein. In dieser Periode erfolgte die gegenseitige Bereicherung der nördlichen und südlichen Abhänge der Hauptkette an ihrer östlichen Grenze. Diese Bereicherung erfolgte längs der niederen Gebirgsteile und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

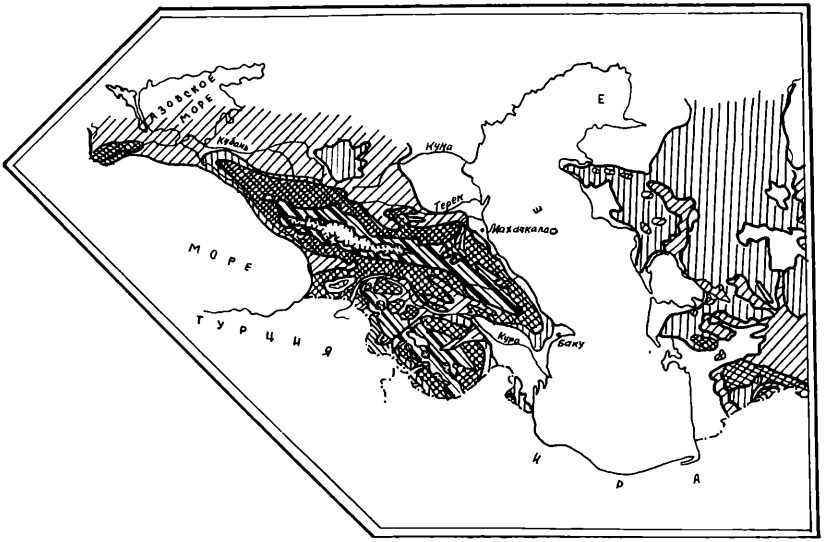

Abb. 7: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus im Quartär.

der Flußtäler. Ein arider Bezirk im Inneren Daghestans seit dem Spätpliozän führte zur Ausbildung des daghestanischen Zentrums xerophiler Fauna und Flora. Dieses Zentrum entspricht vielleicht entstehungsmäßig dem iranischen Zentrum der Flora (ELENEVSKY, 1969). Die Mehrheit der Arten hier ist mediterraner Herkunft, es gibt aber auch einen Anteil rein kaukasischer Arten.

Im Neogen erfolgte die weitere Umwandlung der autochthonen Fauna im Zuge der weiteren Hebung der oberen, stark differenzierten Höhenstufen. Sofern das der Fall war, muß die Umwandlung der Wald- und montanen Fauna in Hochgebirgsformen schon an der Grenze von Miozän und Pliozän eingesetzt haben.

Im Pleistozän und Holozän erfolgt die jüngste Phase der Hebung des Kaukasus. Sie unterscheidet sich vom Spätpliozän durch geringere Ausmaße der tektonischen Bewegungen und des Vulkanismus. Im östlichen Teil des Südhanges des Großen Kaukasus erfolgt die Ausweitung der Alazano-Agritschkai-Senkung. Die Hebung des Transkaukasus weitet sich mächtig aus, und es werden infolgedessen die Senkungsgebiete an den Rand und in Zwischengebirgsbiegungen nach Osten und Westen verschoben. Zu diesem Prozeß trug auch eine verstärkte Absenkung der Kaspischen Depression bei. Im Transkaukasischen Hochland heben sich die Bergrücken jäh und blockweise differenziert empor, und die Talkessel senken sich ein. Die Amplitude der orogenetischen Bewegungen war wesentlich geringer als im großen Kaukasus, erfolgte aber mit größerer Geschwindigkeit als im Spätpliozän.

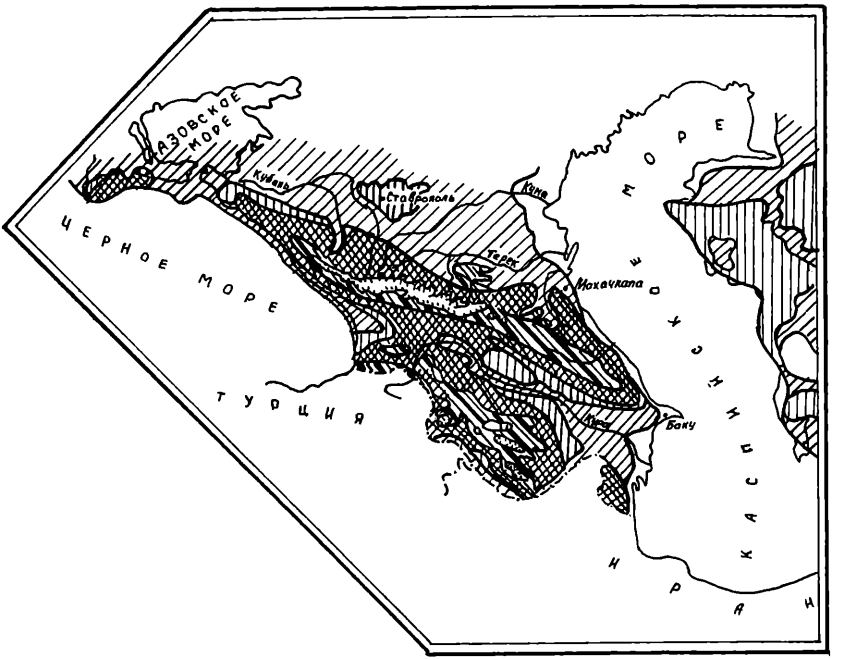

Abb. 8: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus im Quartär. (Die Zeit der maximalen Entwicklung der spätquartären Vereisung.)

Vom Zentralkaukasus aus verbreitete sich eine mäßige Hebung auf Stawropolje und südlich Ergeni. Zu Beginn des Pleistozäns wurde die gegenwärtige Lage der Wasserscheide zwischen Schwarzem Meer und Kaspisenke endgültig fixiert. Die tektonische Struktur des nördlichen Vorlandes des Großen Kaukasus war demnach am Ende der Quartärperiode in ihrer heutigen Form zum Abschluß gekommen. Am Nordhang konnte man die vier Höhenstufen in der heutigen Ausbildung unterscheiden: Hochgebirge, Mittelgebirge, niederes Gebirge und hügelige Ebene.

Das Problem der pleistozänen Vereisung des Kaukasus, so die Ausbildung und die Zahl der einzelnen pleistozänen Vereisungsperioden, ist bis heute noch nicht völlig geklärt. In der spätkänozoischen Zeit wurden durch die geotektonische Aktivität und die fortschreitende Abkühlung des Klimas günstige Bedingungen für die Entstehung einiger Vereisungen geschaffen. In Zusammenhang mit der intensiven Zergliederung des Reliefs wiesen die Vereisungen im Kaukasus einen Gebirgs-Talcharakter auf, nur am Nordhang des Zentralkaukasus und in Transkaukasien traten relativ kleine Vereisungen im Spät- und Mittelpliozän auf. Im Pleistozän sind bekanntlich drei Vereisungsperioden

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nachgewiesen. Die Anzahl der Vereisungen im Gebirge wird als Funktion seiner Höhe auf den verschiedenen Etappen seiner Emporwölbung betrachtet (FEDOROWITSCH, 1968). Die orogenen Prozesse bedingten nicht nur eine große Ausdehnung der Bergvereisung, sondern manchmal auch deren verfrühtes Auftreten im Vergleich mit der Flachlandvereisung.

Die fortschreitende ökologische Differenzierung der Gebirgsgebiete hatte zur Folge, daß vor allem alte Flachlandformen in der Entomofauna zu Relikten wurden und daß sich monodominante subalpine und alpine Elemente herausbildeten (ABDURAKHMANOV, 1983). Dabei muß man die lange Dauer (Paläaogen-Neogen) der autochthonen Umbildung der untersuchten Fauna berücksichtigen. Wenn wir auch die Möglichkeit des Eindringens borealer Arten in den Kaukasus bejahen dürfen, so stellen wir es als das Eindringen von Niedergebirgselementen in die altautochthone Fauna dar. Im großen und ganzen war die Faunenentwicklung in der ganzen Region durch eine fortschreitende Ausbreitung gekennzeichnet, die im Pliozän und Pleistozän besonders aktiv erfolgte. Es ist festzustellen, daß die endemischen Gruppen der kaukasischen Fauna keinesfalls auf die Einwanderung borealer Elemente aus Sibirien und dem Ural zurückzuführen sind, obwohl betont werden muß, daß die Bildung und Entwicklung der Gebirgsfauna bei weitem nicht ganz geklärt ist. Anzunehmen ist, daß sie sich auf der Basis der Coleopterenfauna gemäßigter und subtropischer Gebiete entwickelte wie auch die Fauna anderer Gebirgsländer, was mehrere Besonderheiten ihrer Entwicklung bedingte. Im Zuge der Orogenese, der Zunahme arider und kontinentaler Merkmale des Klimas und der verschiedenen Exposition in verschiedenen Hangrichtungen beschleunigte sich das Tempo der Faunengenese. Eine langfristige Aridisation wirkte auf die Populationen entlang des ganzen Höhenprofils ein. Dabei wurden auch die schon früher xerophil gewordenen faunistischen Gemeinschaften nicht nur gefördert, sondern auch im Zuge der oben beschriebenen Kontakte bereichert. Nicht zuletzt hat höchstwahrscheinlich die Einwirkung der mutagenen UV-Strahlung zur Intensivierung der Faunogenese beigetragen (AGACHANIANZ, 1981). Von wesentlicher Bedeutung war auch der fortgesetzte faunistische Austausch zwischen den Höhengürteln auf dem Hintergrund der Expositionsvielfalt und der kontrastreichen Umwelt, die in Vergangenheit und Gegenwart den Artbildungsprozeß beschleunigen. Dabei sterben wenig anpassungsfähige Arten aus und andere treten an ihre Stelle, was eine partielle Erneuerung der Fauna bewirkt.

Wir versuchen nun die Subgenera und auch die Artenareale der gut studierten Carabidengattungen *Carabus* und *Pterostichus* zu analysieren. Die *Carabus*-Arten bewohnen die Bodenoberfläche, sie verstecken sich aber tagsüber unter Steinen, Holzstücken, in Schuttfeldern und Senken. Sie sind hauptsächlich mesophil, manche hygrophil. Sie sind oligotherme Tiere, und das gehört zu einer der Besonderheiten der Gattung *Carabus*. Ursprünglich sind sie Waldbewohner.

Bei einem Studium der Artenzusammensetzung der Gattung in der UdSSR ergibt sich, daß diese etwa 260 Arten beherbergt. Im europäischen

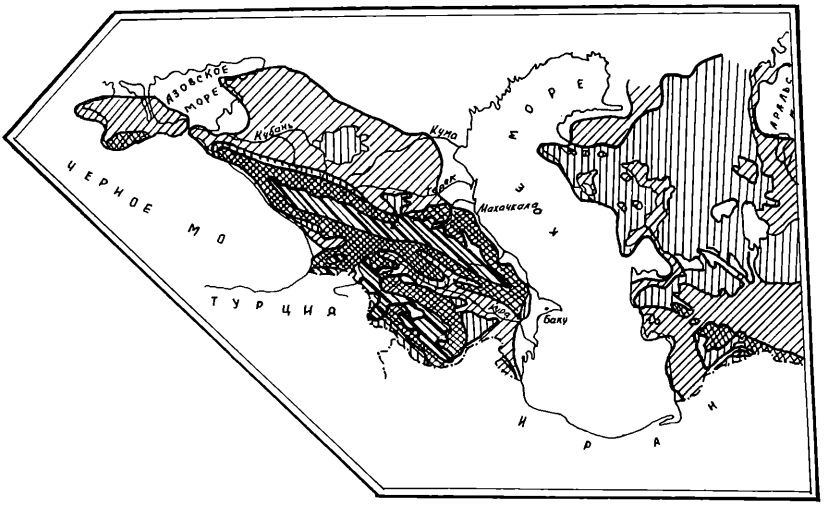

Abb. 9: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus, Quartär, Interglazialzeit.

Teil der UdSSR gibt es sechs Subgenera mit 50 Arten, in Mittelasien 17 endemische Subgenera mit 88 Arten, davon 84 endemisch, in Sibirien fand man ein endemisches Subgenus und 44 Arten (10 davon endemisch), im sowjetischen Fernen Osten vier endemische Subgenera und 35 Arten (18 davon endemisch) und endlich im Kaukasus 17 Subgenera (7 davon endemisch: *Carabus* s. str., *Pachycarabus, Tomocarabus, Pachystus, Megodontus, Cechenochilus, Lipaster, Procrusorus, Lamprostus, Minocarabus, Tribax, Microplectes, Neoplectes, Procerus, Trachycarabus, Archicarabus, Oreocarabus),* die 103 Arten beinhalten. Auffallend ist der hohe Grad des Endemismus (95 von 103 Arten), der besonders im Gebirge ausgeprägt ist. Als gemeinsam erwiesen sich für den europäischen Teil der UdSSR und für Mittelasien fünf, für Mittelasien und Sibirien drei, für den europäischen Teil und Sibirien elf Arten. Diese Angaben beweisen uns nochmals den hohen Grad der Isolierung und Besonderheit der *Carabus*-Fauna aus Mittelasien und dem Kaukasus. Überdies sind hier ganze systematische Gruppen streng an bestimmte Teilgebiete gebunden. Die Verbreitung der Arten der Gattung *Carabus* und einzelner Subspecies der Gattung *Pterostichus* wird auf Grund eigener Aufsammlungen des Autors und der Sammlungen verschiedener Forschungsinstitute (Zoologisches Institut der Akademie der Wissenschaften der UdSSR, Zoologisches Museum der Universität Moskau, Institut der Zoologie der Akademie der Wissenschaften Aserbeidshans) angeführt. Mitberücksichtigt sind auch die veröffentlichten Verbreitungslisten (BREUNING, 1932–1937; KRYZHANOVSKY, 1953, 1965; JABLOKOFF-KHNZORIAN, 1976; GOTTWALD, 1980, 1982, 1983, 1985).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

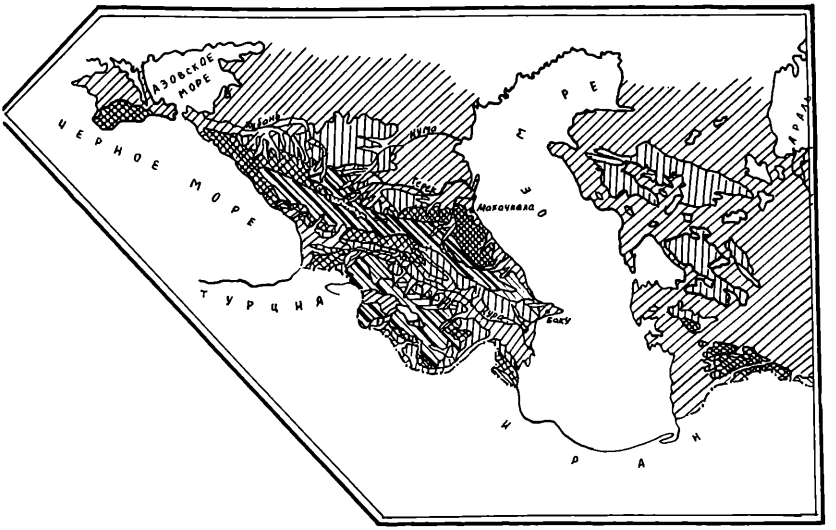

Abb. 10: Lithologisch-paläogeographische Karte des Kaukasus, Quartär (Postglazialzeit).

Die Fauna des Großkaukasus umfaßt 94 Arten und 19 Subspezies, das heißt 91,2 % der Artenzahl der Gattung *Carabus* im Kaukasus; sein westlicher Teil 65, der zentrale 27 und der östliche 34 Arten. Die Arten, die das kaukasische Zentralgebirge und seine Ausläufer besiedeln, bilden also den Kern des gesamten faunistischen Komplexes des Kaukasus. Abchasien-Kleinasien beherbergt 31 *Carabus*-Arten, Adsharien-Imeretien 14, Armenien-Kleinasien (sowjetischer Teil) 17, Iran-Aserbeidshan neun Arten.

Folgende Arten erwiesen sich als gemeinsam für Europa und den Kaukasus: *C. clathratus* L., *C. granulatus* L., *C. campestris* Fisch., *C. bessarabicus* Fisch., *C. convexus* F., *C. hungaricus* F., *C. violaceus* L. Alle diese Arten finden sich im Großkaukasus und nur zwei davon, *C. clathratus* und *C. convexus*, im Kleinkaukasus.

Von den kaukasischen Arten sind dem Groß- und Kleinkaukasus gemeinsam: *C. corticalis* Motsch., *C. cribratus* Quens., *C. roseri* Fald., *C. tamsi* Mén., *C. protensus* Schaum, *C. septemcarinatus* Motsch., *C. sternvalli* Mannh., *C. calleyi* Fisch., *C. clypeatus* Ad., *C. caucasius* Ad. Die Verbreitung der übrigen Arten ist entweder durch den Großen oder den Kleinen Kaukasus begrenzt.

Die Fauna des kaukasischen Zentralgebirges zählt 63 Arten und 19 Subspecies (61,2 % der Artenzahl der Fauna des Kaukasus). Gemeinsam für die Fauna des östlichen und zentralen Teiles sind folgende Arten (ohne die weitverbreiteten, die auch außerhalb der Grenzen des Kaukasus vorkommen): *C. cumanus* Fisch., *C. leander* Kr., *C. staehlini* Ad., *C. exaratus* Quens., *C. clypeatus* Ad. Der Fauna des östlichen und

westlichen Teiles sind *C. cumanus* Fisch. und *C. septemcarinatus* Motsch. gemeinsam, dem östlichen Teil und dem Kleinen Kaukasus *C. septemcarinatus* Motsch. (Adsharo-Imeretien), *C. corticalis* Motsch., *C. maurus* Ad., *C. calleyi* Fisch. (armenisch-kleinasiatisch), *C. tamsi* Mén. (irano-aserbaidshanisch).

Ungefähr gleich sind die Gesetzmäßigkeiten der Verbreitung der Vertreter der Gattung *Pterostichus*. Die angeführten Angaben zeigen die Rolle der Fauna des kaukasischen Zentralgebirges und seiner einzelnen Abschnitte bei der autochthonen Arten- und Formenbildung. In dieser Region befinden sich nicht nur die Areale der endemischen Arten (94), sondern auch einiger Subgenera (*Pachycarabus* mit sechs Arten, die einander vertreten können; *Cechenochilus* mit fünf Arten und acht Subspezies; *Tribax* mit 25 Arten und neun Subspezies, Neoplectes mit 27 Arten).

Eine wichtige Besonderheit der Verbreitung der Arten, die zu den endemischen Subgenera gehören, besteht darin, daß sie zumeist nicht an einen bestimmten Höhengürtel gebunden sind, d. h. daß verschiedene Arten desselben Taxons in verschiedenen Höhenzonen angetroffen werden können. Längs der Gebirgsmulden kann man den Austausch zwischen den Faunen verschiedener Höhengürtel verfolgen.

Es muß noch auf eine andere Besonderheit hingewiesen werden: trägt man die rezenten Areale der meisten Arten oder Subspezies auf die Landkarte des Neogens auf, so fallen ihre Grenzen fast völlig zusammen oder verlaufen sehr nahe den Grenzen des Neogenlandes.

Die morpho-ökologischen Anpassungen der Arten, die auf Böden mit einem schwach entwickelten Humushorizont vorkommen, sind die folgenden: sie sind vorwiegend apter, besitzen eine eigenartige Pigmentation ihres Integuments, es dominieren Zoophagen. Sie deuten auf ein relativ hohes Alter der betreffenden Fauna hin und unterstreichen die Ähnlichkeiten der Spezifikationsprozesse unter den Bedingungen der Isolierung auf Gebirgen und Inseln.

Von den 94 Spezies und Subspezies der Gattung *Carabus*, die im Großen Kaukasus endemisch sind, leben 68 Arten in seinem westlichen Teil, 27 im zentralen und 34 im östlichen Teil. Bemerkenswert ist, daß es im westlichen und östlichen Teil des Großkauskasus fast keine gemeinsamen Arten gibt. Das ist nach unserer Meinung auf die folgenden Ursachen zurückzuführen:

1. Die ursprüngliche Artengemeinschaft (die Fauna der Hochlagen) hat sich auf der Höhe des Zentralkaukasus ausgebildet, die das Zentrum der Ausbildung der Fauna des Gebirges war.

2. Die gewölbte und blockartige Hebung im zentralen und östlichen Teil des kaukasischen Zentralgebirges bedingte ständige Kontakte der Entomofauna zwischen diesen beiden Regionen, was die große Anzahl gemeinsamer Arten zwischen diesen beiden Gebirgsteilen erklärt.

3. Die jüngeren Etappen der Orogenese breiteten sich auf die Gebirgsketten des westlichen Kaukasusteiles aus, was zu einem gewissen Ausgleich der Bergreliefs und zu Migrationen einzelner Arten aus den

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

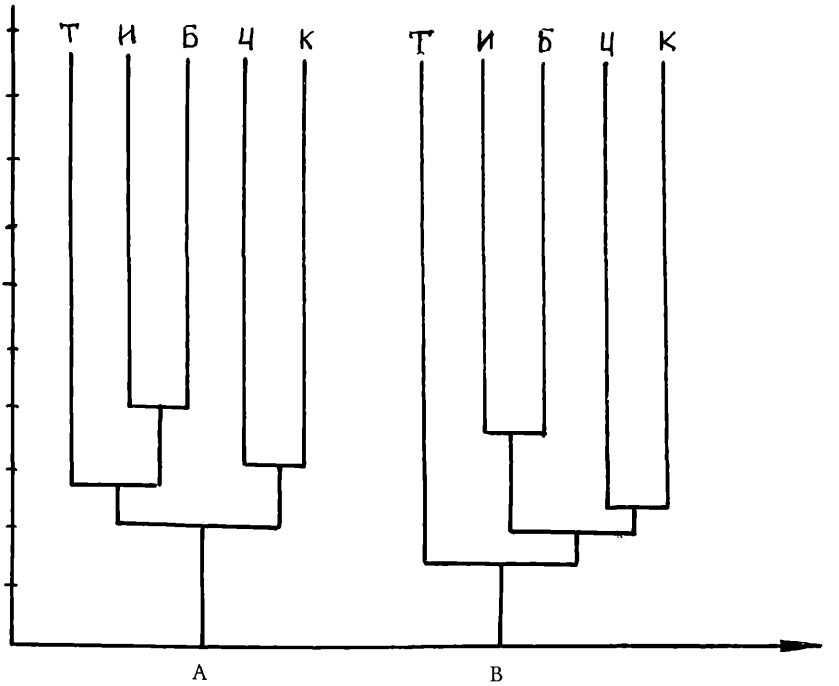

Abb. 11: Dendrogramme der Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung der Carabidae- (A) und Tenebrionidae- (B) -Gemeinschaften in den Untersuchungsgebieten. Ordinate: Ähnlichkeitsgrad in Prozenten (vgl. Tab. 2).

schon bestehenden Faunabeständen des zentralen und östlichen Kaukasus nach Westen führte.

4. Die spätpliozäne Vereisung der Nordabhänge des zentralen Kaukasus, relativ begrenzte Möglichkeiten der Faunenanreicherung im östlichen Teil (sehr steile, abrupte und relativ eng begrenzte Gipfel, Isolierung der Gebirgsmassive des Inneren Daghestans und eine andauernde Austrocknung) hatten das Aussterben einiger Arten zur Folge.

Im westlichen Kaukasus sicherten günstige Umstände, wie eine beträchtliche Aufgliederung des Gebirges, Unterschiede im Temperaturregime und den Niederschlägen bei seinem recht jungen Alter und großen Möglichkeiten zu Kontakten, die Erhaltung und Umgestaltung der Ausgangszoozönosen, was sich in der Zusammensetzung der rezenten Fauna – z. B. im Vorhandensein einer großen Zahl lokaler Endemiten – widerspiegelt (Abb. 11).

Die Geschichte der Formbildung des Ostkaukasus, der Küstenlinie und des Bodens des Kaspischen Meeres, des Flußnetzes und der Gebirgssysteme bedingte einerseits die mehrmalige Änderung und die Bereicherung der Fauna infolge der Kontakte mit den Faunen anderer

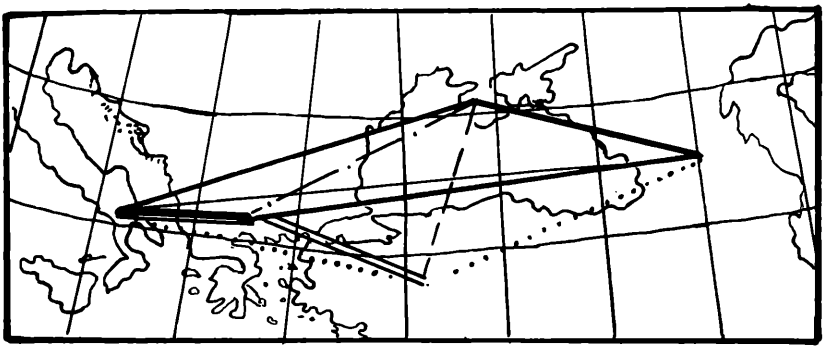

Abb. 12: Graphik der Ähnlichkeit zwischen den Carabidae-Gemeinschaften des Kaukasus und einigen ostmediterranen Gebieten.

Regionen. Andererseits war diese Region für viele Tiere das Zentrum der autochthonen Artbildung. Schließlich ist auf das Vorhandensein von Refugien für Elemente der tertiären Fauna hinzuweisen.

Gemäß den Angaben der Paläogeographie des Ostkaukasus im Neogen, nach der Transformation von Japhetida in eine Halbinsel Kleinasiens, erfolgte eine weitere Verarmung der Fauna. Die Geschwindigkeit, mit der sich die Umweltveränderungen vollzogen und das Tempo, mit dem sich die Vertreter der bisherigen Fauna an sie anzupassen vermochten, stimmten nicht überein. Außerdem spielte die Konkurrenz der Zuwanderer aus den ariden Gebieten der Mittelmeerregion, Vorderasiens und später auch Turans offenbar eine wichtige Rolle dabei, daß viele Vertreter der Japhetida-Fauna ausstarben.

Meine Annahme, daß wesentliche Veränderungen in der Coleopterenfauna des Ostkaukasus stattgefunden haben, wird durch den Vergleich mit der Paläoentomozönose der Binagadin-Harze aus Apscheron bestätigt, datiert aus dem Quartär sowie durch die Analyse der rezenten Fauna dieses Gebietes. Von 63 Arten aus den Binagadin-Harzen kommen 30 Arten gegenwärtig nicht vor, die übrigen 33 Arten besiedeln die Apscheron-Halbinsel bis jetzt, sie gehören zu Gattungen, die noch 116 Arten einschließen. Das Fehlen dieser Arten im fossilen Material wird dadurch erklärt, daß sich entweder ihre Überreste nicht erhalten haben oder nicht entdeckt sind oder daß diese Arten infolge der inzwischen eingetretenen Landschaftsveränderungen, darunter auch anthropogenen Faktoren, erst in jüngerer Zeit erschienen sind.

Im großen Ganzen war die spätquartäre Coleopterenfauna der Apscheron-Halbinsel der gegenwärtigen Fauna des Vorgebirges des Ostkaukasus nahe verwandt, obwohl sie sich unter den Bedingungen eines milderen und feuchteren Klimas entwickelt hat. Es ist zu vermerken, daß das Verhältnis der zoogeographischen Gruppen in den fossilen Materialen dem rezenten recht ähnlich ist. Dieses ist durch eine große

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 13: Vermutliche Zentren der Artbildung und Wege der Migration der Faunen im Untersuchungsgebiet.

Anzahl von Arten mediterraner Herkunft im Vergleich mit den Vertretern turanischer Herkunft gekennzeichnet.

Die Sporen-Polen-Analyse zeigte, daß am Ende des Tertiärs und am Anfang des Quartärs von Divitschi bis Kajakent Wälder vorherrschten, die ihrem Aussehen nach den girkanischen Wäldern ähnlich waren, während nördlich von Machatschkala (mit Ausnahme der Deltagegend) 98–99 % von der Gesamtzahl xerophytischen Gras- und Buschformen angehören (ABRAMOWA, 1974). Die paläoökologischen Bedingungen dieses Gebietes erlauben die Annahme, daß für das erste Gebiet ein Entomokomplex charakteristisch war, der dem Entomokomplex des rezenten Samur-Waldes (im Delta des Samur) ähnlich gewesen ist. Nördlich davon existiert dagegen eine Insektenfauna, die zur Zeit in den Tersko-Sunzenzhenkaja- und Kafmyzko-Nogajskaja-Gebieten vorkommt (ABDURAKHMANOV, 1980, 1981, 1983, 1986).

Die Bereiche des Ostkaukasus wiesen demnach vom Ende des Tertiärs bis zum Anfang des Quartärs eine recht heterogene Fauna auf, die bis heute erhalten blieb. Die Entwicklung dieser Faunen des Ostkaukasus erfolgte in engem Kontakt mit den Faunen des östlichen Mediterrangebietes, Turans und der osteuropäischen Steppen, und sogar die kaukasische Fauna versorgte mit ihren Arten die angrenzenden Territorien, was dank der ähnlichen Umweltbedingungen und der gemeinsamen Etappen der Reliefgestaltung möglich war.

Fast der gesamte betrachtete Raum war früher von der Tethys bedeckt. Infolge der Hebung des Geländes verlandete ihr östlicher Teil mit Ausnahme des Kaspischen Meeres. Im westlichen Teil hatte die

Reduktion der Tethys bedeutend geringeren Umfang, obwohl auch hier der größte Teil vom Festland verdrängt wurde. Auf solche Weise bildeten sich große Landflächen, die später zu ariden Gebieten wurden.

Die beschriebenen geologischen Ereignisse sind ins Neogen datiert, das Alter vieler Arten und Gattungen wird ebenfalls diesem Zeitabschnitt zugerechnet. Zu diesem Gebiet gehören aber auch jene Landbereiche, die noch im Paläogen und Neogen die Tethysküste oder vielleicht Inseln und Halbinseln darstellten. Daraus ist zu folgern, daß während der Neogenfaunengenese Überreste der Paläogenfauna persistieren konnten, die Vorfahren für gewisse alte mediterrane Gattungen und Arten darstellen.

Wir haben den Artenbestand der Carabiden im Kaukasus, der Krim, Kleinasien und der Balkanregion untersucht. Sie umfaßt 210 Gattungen mit 2503 Arten.

150 Arten kommen in der Mediterranregion, aber weder in der Krim noch im Kaukasus vor.

Nur in Italien kommen 11 Gattungen mit ca. 68 Arten vor: *Broscosoma* (3), *Alpiodytes* (1), *Typhloreicheia* (20), *Italodytes* (1), *Binaghites* (3), *Rhegmatobius* (4), *Sardaphaenops* (1), *Allegrettia* (2), *Italophaenops* (1), *Orotrechus* (30), *Doderotrechus* (9).

Nur auf dem Balkan sind 13 Gattungen mit ungefähr 80 Arten anzutreffen: *Reicheiadella* (2), *Spelaeodytes* (1), *Pheggomisetes* (4–5), *Aphaenopsis* (7), *Anillidius* (1) *Xenion* (1), *Tapinopterus* (49–50), *Omphreus* (9), *Pachycarus* (3).

Nur auf der Krim (ohne angrenzende Länder) kommen ca. 60 Arten vor.

In der Tabelle 2 werden diese Angaben mit den Daten über die Tenebrionidenfauna verglichen.

Tabelle 2: SØRENSEN-TSCHEKANOVSKY-Koeffizient.

	Italien	Balkan	Türkei	Krim	Kaukasus
Italien		40/34	18/10	30/13	28/15
Balkan	40/34		36/23	22/23	30/22,5
Türkei	18/10	36/23		24/12	16/17
Krim	30/13	22/23	24/12		36/22
Kaukasus	25/15	30/20,5	16/17	36/22	

Fußnote: Im Zähler Ähnlichkeitskoeffizient der Carabiden-Gemeinschaften; im Nenner Ähnlichkeitskoeffizient der Tenebrioniden-Gemeinschaften.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

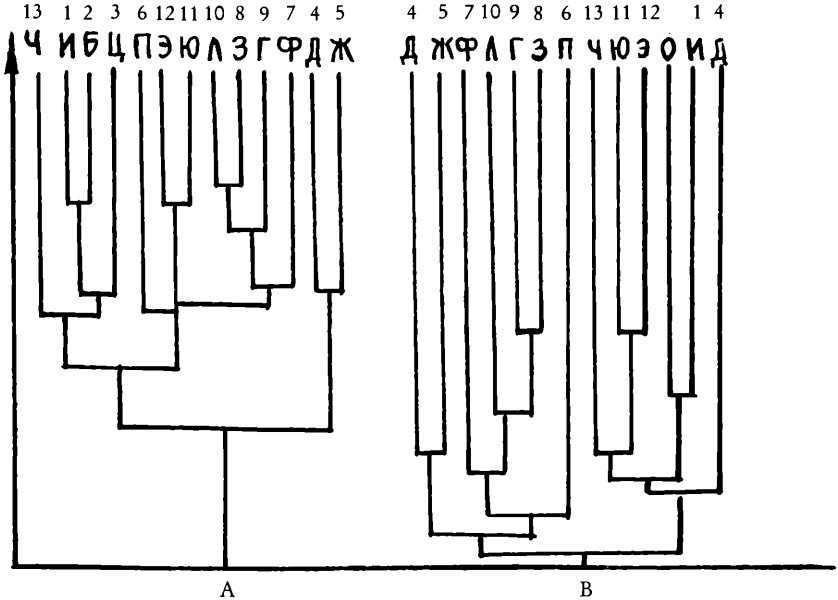

Abb. 14: Dendrogramme der Ähnlichkeit der Art (B) und Gattungszusammensetzung (A) der Tenebrionidae-Gemeinschaft in der SW-Paläarktis. 1 – Italien; 2 – Balkanhalbinsel; 3 – Türkei; 4 – Sudan; 5 – Saudi-Arabien; 6 – Iran; 7 – Afghanistan; 8 – SW-Mittelasien; 9 – NW-Mittelasien; 10 – Zentral- und SO-Mittelasien; 11 – Großkaukasus; 12 – Kleinkaukasus; 13 – Krim.

Aufgrund der angeführten Daten kann man folgende Schlüsse ziehen:

1. Es gibt zwei mächtige, selbständige und vergleichsweise sehr alte Herde der Artenbildung – den ponto-ägäischen und den kaukasischen. Beide Zentren haben offensichtlich einen inselartigen Charakter der Faunenentwicklung.

2. Die Analyse der gemeinsamen Arten dieser Gebiete spricht zugunsten eines alten Landgebietes – Pontida –, an der Stelle oder eher teilweise an der Stelle des Schwarzen Meeres. Entlang dieses Landgebietes erfolgte der Austausch zwischen den beiden faunistischen Zentren. Ein hoher Grad an Konkurrenzfähigkeit der ponto-ägäischen Arten, als eines Teiles der alten mediterranen Fauna, bedingte zusammen mit der zunehmenden Austrocknung und der Aridisation der Vegetation ihre Vorherrschaft in den südlichen flachen, insbesondere der südöstlichen Vorgebirgs- und Innergebirgsregionen des Kaukasus.

3. Die Befunde bestätigen nicht einen Inselcharakter der Fauna der Krim im Miozän und Pliozän. Der Endemismus ist sowohl in der Tierwelt (Mollusken, Eidechsen, Insekten) als auch in der Pflanzenwelt sehr gering.

4. Die vergleichende Analyse der Verbreitung der Carabiden und Tenebrioniden bezeugt die Möglichkeit und Zweckmäßigkeit der Ausnützung verschiedener systematischer Gruppen für zoogeographische Untersuchungen.

Die Tenebrioniden stellen eine der größten Coleopterenfamilien und eine für aride Gebiete charakteristische Gruppe dar. Besonders zahlreich sind sie im Mediterrangebiet vertreten.

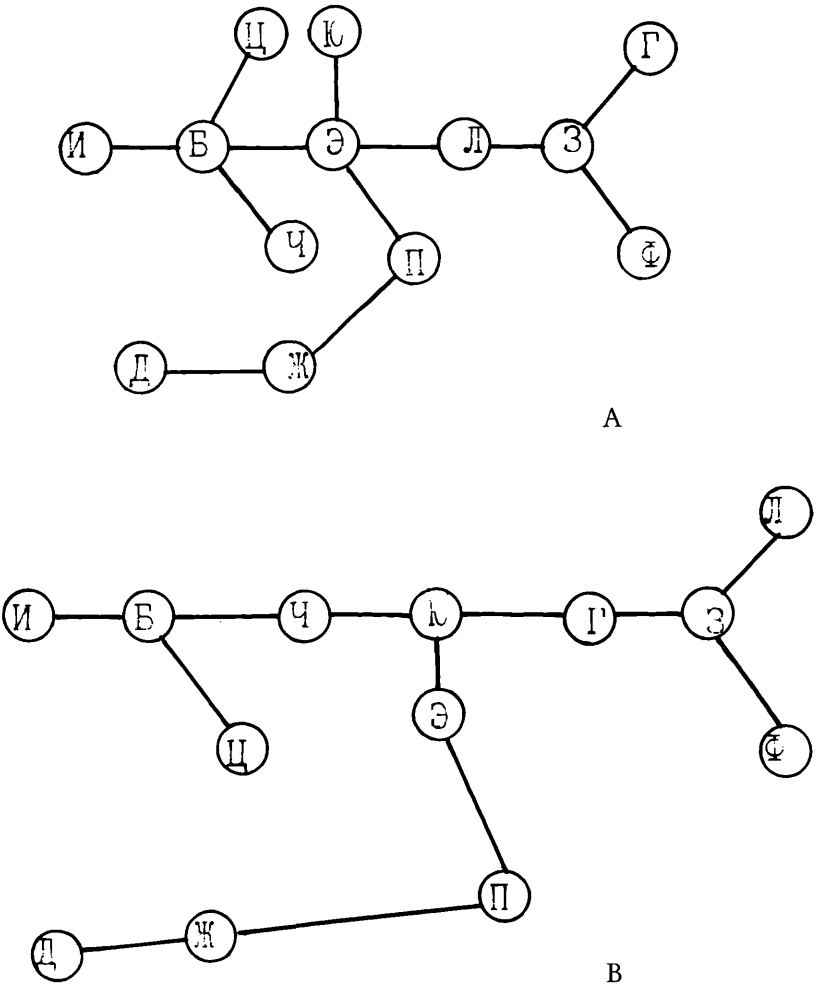

Abb. 15: Optimum-Ähnlichkeitsbaum der Gattungen (A) und Arten (B) der Südwest-Paläarktis (erstellt auf der Basis der Ähnlichkeitskoeffizienten [Relationsgrad berechnet aus 1/K 100, wobei K der Koeffizient ist.]).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

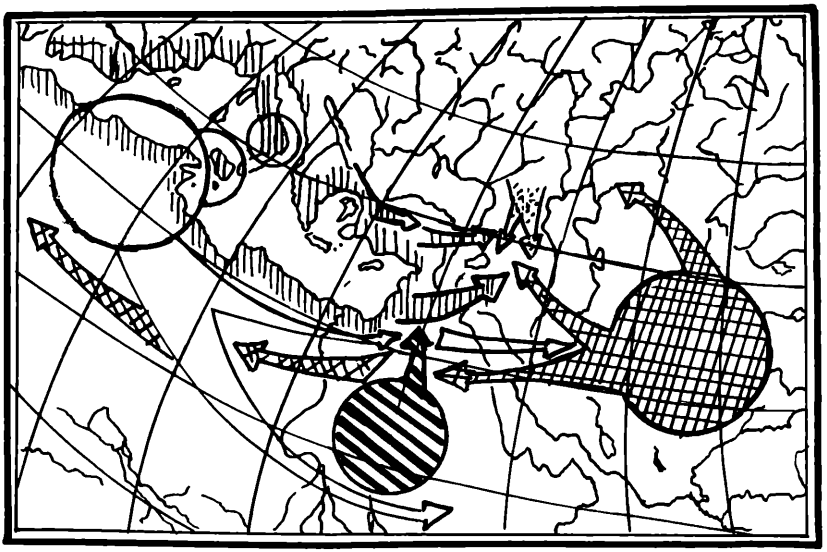

Abb. 16: Vermutliche Herkunftszentren der xerophilen Fauna der SW-Paläarktis.

Die Fauna Italiens umfaßt 336 Arten, wovon 286 oder 85 % endemisch sind.

In der Fauna der Balkanländer (253 Arten) sind 112 Arten oder 44,2 % endemisch.

Sehr eigenartig ist die Tenebrionidenfauna des Sudan, wo der Endemismus sehr hoch ist, für die Arten 65,7 %. Hier gibt es sehr wenige Arten, die mit unseren gemeinsam sind: *Gonocephalum rusticum* Ol., *Clitobius oblongiusculus* Frm., *Anemia sardoa* Gené, *Leichenum canaliculatum, Tribolium castaneum* Hbst., *Tribolium confusum* Duv., *Tenebrio obscurus* F., *Probaticus subrugosus* Duft., *Gunarus tantillus* Mén., *Helops coeruleus* L.

Noch spezifischer ist die Tenebrionidenfauna von Saudi-Arabien. Die Tenebrionidenfauna der Türkei ist im Vergleich mit derjenigen Italiens, des Sudans und Saudi-Arabiens, ja sogar der Balkanländer weniger eigenartig, Endemismen der höheren Taxone fehlen hier überhaupt. Am wenigsten endemisch ist die Fauna der Krim, wo nur 5 von 53 Arten endemisch sind. Die Fauna des Iran weist von 243 Arten 132 Endemiten auf. Sehr artenreich und eigenartig ist die Tenebrionidenfauna von Afghanistan, wo von 368 Arten 211 (57,3 %) endemisch sind.

Die mittelasiatische Tenebrionidenfauna wurde von uns gesondert in drei Teilen betrachtet, die sich voneinander merklich unterscheiden.

A. Der nordwestliche Teil Mittelasiens mit 135 Arten, von denen die Endemiten nur 7,3 % ausmachen.

B. Der südwestliche Teil Mittelasiens mit 299 Arten, wovon 108 (36,1 %) endemisch sind.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

C. Der zentrale und südöstliche Teil Mittelasiens mit 408 Arten, wovon 251 (61,5 %) endemisch sind.

Für ganz Mittelasien beträgt die Anzahl der endemischen Tenebrionidenarten 59,9 % von der Gesamtzahl 616. Außerdem gibt es hier 19 endemische Gattungen: *Ammozoum, Colposphena, Dengitha, Eschatostena, Klewaria, Reitterella, Meladiesia, Pimeliocnera, Remipedella Samocoelia, Myatis, Somocoeloplatus, Monatrum, Weisea, Caediexis, Asiocaedius, Tadzhikistania, Allotadzhikistania, Dolomera, Upis.* Es sei vermerkt, daß von dieser Artenzahl 62 im Kaukasus aufgefunden wurden.

Die Tenebrionidenfauna des Kaukasus zählt 262 Arten, wovon 102 Arten endemisch sind.

Ihrer Herkunft nach sind alle diese Arten sowohl mit der Fauna der Mittelmeerländer als auch mit der Fauna von Turan verbunden. Die Migrationsvorgänge wurden dadurch gefördert, daß viele Gebirgssysteme (Kopet-Dag, Berge von Kleinasien, von Iran und Mittelasien) gemeinsame Phasen ihrer Entwicklung aufweisen. Um diese Zeit verschoben sich die Areale gewisser Gattungen wie *Dendarus* und *Cylindronotus* weit nach Osten.

Eine Reihe von Arten der Turan-Fauna drang in die ariden Gebiete des südöstlichen Kaukasus entlang der niederen Gebirge von Nordiran ein. Die Vertreter dieser Fauna sind hauptsächlich mit Böden auf festen Gesteinen verbunden (*Microdera fausti* Kr., *Adesmia fischeri* Fald., *Tagenostola pilosa, Platamodes dentipes* Mén., *Blaps dentata, B. tachiolata, Lobothorax rufescens* Muls., *Ocnera christop*). Davon zeugen auch die turanischen Arten aus den südöstlichen Gebieten Transkaukasiens, die ebenfalls an Böden auf festen Gesteinen gebunden sind. So gibt es im Nachitschewan-Gebiet 14 von 45 Tenebrionidenarten, die auch im Iran vorkommen.

Schlußfolgerungen

Die angeführten Daten bestätigen die Heterogenität der Fauna des Kaukasus und seiner einzelnen Regionen, wie auch die Mannigfaltigkeit der Wechselbeziehungen mit den angrenzenden zoogeographischen Gebieten.

Die zoogeographische Analyse des Artenbestandes der Coleopteren im Kaukasus weist auf eine komplizierte Zusammensetzung dieser Fauna hin. Auf der Basis eines bedeutenden Endemismus stoßen hier große Artenkomplexe aus Mittel- und Vorderasien, aus der mediterranen Region, aus den Steppen im Süden des europäischen Teiles der UdSSR und aus Kazakhstan zusammen. Daneben spielen die reliktären tertiären Elemente der Fauna, die sich im Gebiete erhalten haben, eine wesentliche Rolle. Die meisten Tenebrioniden und auch ein Teil der Carabiden ist flügellos, was ihre Migration beschränkt. Das gilt vor allem für die Gebirgsfauna, deren Glieder zur Ausbildung begrenzter Areale endemischer Arten neigen.

Die Entwicklung des Endemismus ist vor allem den älteren systematischen Gruppen eigen. Wir vertreten die Meinung, daß der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

größte Teil der englokal verbreiteten Gruppen der Coleopteren ihren Ursprung aus der alten tropischen und subtropischen Fauna auf den Inseln der Tethys herleitet. Anstelle dieser Inseln sind später „Inselverbreitungen" durch ökologische Isolierung getreten. Die Wirksamkeit dieser Isolierung wurde durch die Kontakte mit anderen Faunen nicht ausgeschaltet. Die Eigenartigkeit der Gebirgsfauna tritt beim Vergleich mit der Fauna des Gebirgsvorlandes, insbesondere mit der der Niederungen deutlich in Erscheinung. Das war bei der Analyse der Indizes der Gesamtheit und der Modelle klar zu sehen.

Literatur

ABDURAKHMANOV, G. M. (1981): Zusammensetzung und Verteilung der Coleopterenfauna im östlichen Teil des Großkaukasus. Makhatschkala, Dagnigoizat, 200 S.

ABDURAKHMANOV, G. M. (1983): Über die Verbindung der Coleopterenfauna der ariden Gebiete des östlichen Teiles des Großcaucasus und Mittelasiens. Entom. Review (UdSSR), Bd. **62**, Nr. 3, 481–497.

ABDURAKHMANOV, G. M.: Spektren der Lebensformen der Insekten in den Höhengürteln des Gebirges. Berichte der UdSSR-Akademie d. Wiss., Bd. 273, Nr. 6, 1508–1511.

ABDURAKHMANOV, G. M. (1984): Ursachen der Unterschiede der Gebirgsentomofauna im östlichen und westlichen Teil des Großcaucasus, Ber. d. UdSSR-Akademie d. Wiss., Bd. **274**, Nr. 1, 244–277.

ABDURAKHMANOV, G. M. (1985): Rekonstruktionsversuch der Faunengeschichte der Coleopteren des Großkaukasus auf Grund seiner paläogeographischen und geomorphologischen Entwicklung. Entom. Review (UdSSR), Bd. **64**, Nr. 4, 661–665.

ABDURAKHMANOV, G. M. (1988): Der Ostkaukasus im Blickwinkel des Entomologen. Makhatschkala, 136 S.

ABRAMOVA, T. A. (1974): Rekonstruktion der paläogeographischen Bedingungen in den Epochen der Quartär-Transgressionen und Regressionen des Kaspischen Meeres. Kandidatendissertation, Moskau, 25 S.

AGAKHANIANZ, O. E. (1981): Aride Gebirge der UdSSR. Moskau, 275 S.

BREUNING, S. (1932–1935): Monographie der Gattung Carabus. Best. Tabellen der europäischen Coleopteren. Troppau, Heft **104**, 238, H. **105**, 239–496, H. **106**, 499–794, H. **107**, 795–912, H. **108**, 913–1012, H. **109**, 1114–1360, H. **110**, 1361–1610.

GOTTWALD, J. (1980): Revision der Untergattung Tribax der Gattung Carabus. Acta entom. bohemosl. 77, 1, 25–45.

GOTTWALD, J. (1982): Revision der Taxonomie und Nomenklatur von Tribax und verwandten Untergattungen der Gattung Carabus (Coleoptera, Carabidae). Acta entom. bohemosl. **79**, 2, 207–220.

GOTTWALD, J. (1983): Revision der Untergattung Cechenochilus Motsch. (Cechenus Fischer) der Gattung Carabus L. (Coleoptera, Carabidae). Acta entom. bohemosl. **80**, 55–64.

KASZAB, Z. (1968): Beiträge zur Kenntnis der Tenebrionidenfauna Afghanistans. Acta Mus. Morav. **53**, 7–124.

KASZAB, Z. (1959): Beiträge zur Kenntnis der Tenebrionidenfauna von Iran. Stuttgarter Beitr. z. Naturkde. Ser. A. (Biologie). Staatl. Mus. f. Naturkde. Nr. **19**, c, 1–3.

KASZAB, Z. (1969): Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. Čas. Morav. Mus. **54**, 6, 5–182.

JABLOKOFF-KHNZORIAN, C. M. (1976): Carabidae, Teil I. Fauna der Armenischen SSR. Iusentew, Coleopteren. Erewan, 297 S.

KRYZHANOVSKY, O. L. (1963): Die Bedeutung Mittelasiens als Zentrum der autochthonen Art- und Formbildung (am Beispiel der Coleopteren). Abstracts der 5. Allunion-Tagung der UdSSR, Entomol. Ges. Leningrad, 25–26.

KRYZHANOVSKY, O. L. (1965): Zusammensetzung und Herkunft der terrestrischen Fauna von Mittelasien. Leningrad, 420 S.

KRYZHANOVSKY, O. L., und ABDURAKHMANOV, G. M. (1983): Neue und wenig bekannte Subtriben der Pterostichitae (Coleoptera, Carabidae) des Kaukasus. Entom. Rev. (UdSSR) **62**, 3, 529–537.

KRYZANOVSKY, O. L., und TER-MINASIAN, M. E. (1959): Coleopteren des Kaukasus. In: Tierwelt der UdSSR, Bd. 5. Bergregionen des europäischen Teiles der UdSSR. Moskau – Leningrad, 5–19.

MURATOV, M. V. (1956): Geschichte der tektonischen Entwicklung der Eintiefung des Schwarzen Meeres und ihre mögliche Herkunft. Bull. d. Moskauer Ges. f. Naturgesch. Bd. **30**, Nr. 5.

SEMENOV, A. P. (1899): Einige Überlegungen über die Vergangenheit der Flora und Fauna der Krim. Mem. russ. kaiserl. Acad. Wiss. Physikal.-math. Abt., Bd. **8**, Nr. 6, 8.